

# ÉRTEKEZÉSEK EMLÉKEZÉSEK

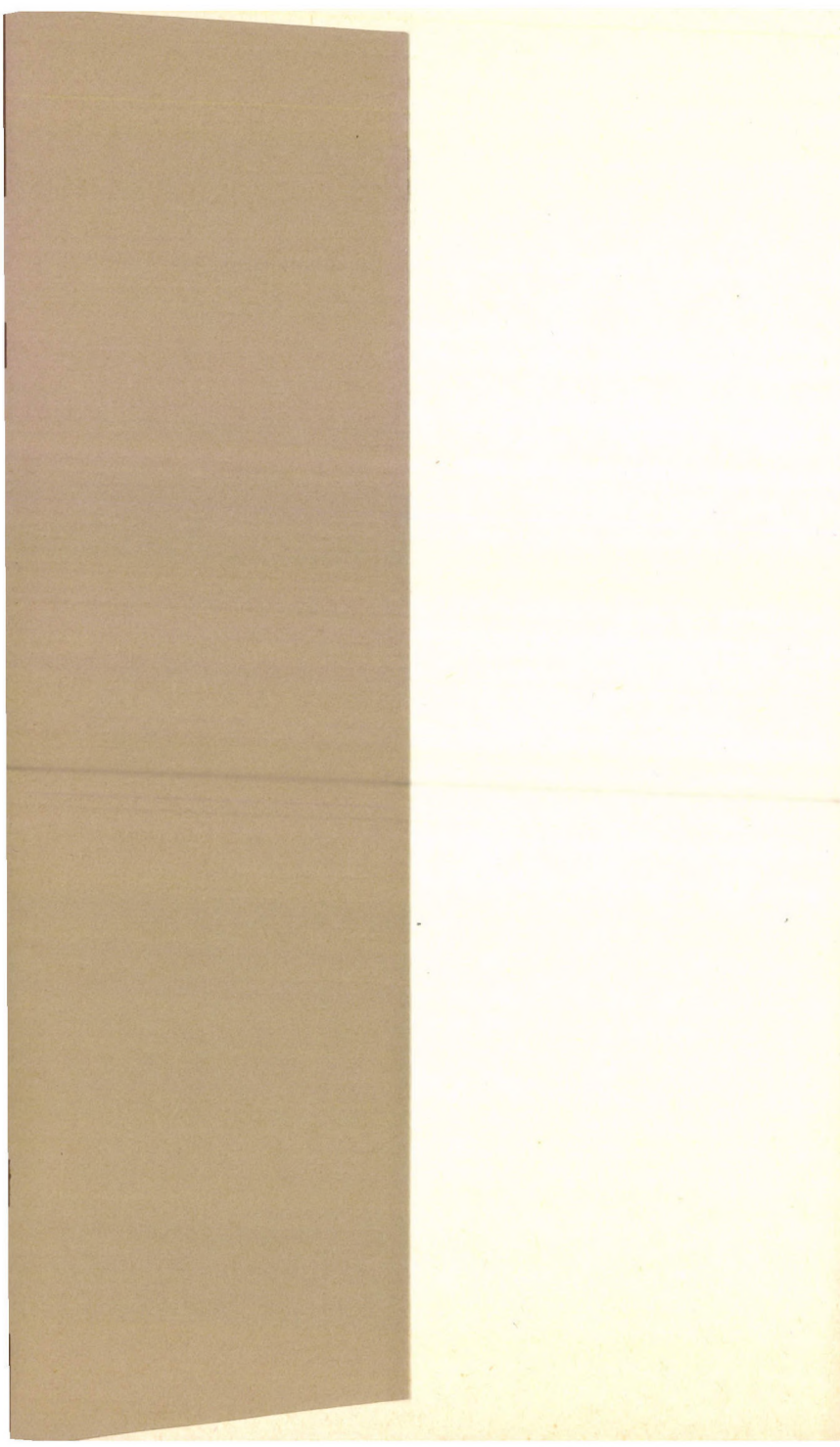
VIDA GÁBOR

A SPECIÁCIÓ  
GENETIKÁJA



76

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST



ÉRTEKEZÉSEK  
EMLÉKEZÉSEK

# ÉRTEKEZÉSEK EMLÉKEZÉSEK

SZERKESZTI  
TOLNAI MÁRTON



VIDA GÁBOR

A SPECIÁCIÓ  
GENETIKÁJA

AKADÉMIAI SZÉKFOGLALÓ

1985. DECEMBER 10.



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

A kiadványsorozatban a Magyar Tudományos Akadémia 1982. évi CXLII. Közgyűlése időpontjától megválasztott rendes és levelező tagok székfoglalói — önálló kötetben — látnak napvilágot.

A sorozat indításáról az Akadémia főttkárának 22/1/1982. számú állásfoglalása rendelkezett.

© Vida Gábor, 1989

Minden jog fenntartva, beleértve a sokszorosítás, a nyilvános előadás, a rádió- és televízióadás, valamint a fordítás jogát, az egyes fejezeteket illetően is.

Printed in Hungary

Az élet szerveződése a Földön hierarchikus. E szerveződési szintek egyik hagyományosan kitüntetett tagja az egyedi organizmus. Szigorú értelemben véve minden organizmus más, de az egymástól való eltérés mértéke korántsem egyenletes. A nagymértékben hasonló egyedeket az ember ősidők óta fajként különbözteti meg. Saját fájának valamilyen felismerése minden magasabb rendű élőlényre jellemző. A fejlettebb idegrendszerrel bíró állatok ezen túlmenően a körülöttük élő fajidegen egyedeket is képesek fajokba vagy fajcsoportokba „klasszifikálni”.

A tudomány eddig alig kétmillió fajt írt le. Óvatos becslések szerint ez a mai bioszféra fajszerkezetének legfeljebb a kétharmada, de lehet, hogy csupán az ötöde. Darwin óta tudományos körökben általánosan elfogadott az evolúció ténye. Az evolúciós változás mikéntje azonban még ma is éles viták tárgya (l. Vida 1981, 1982, 1983, 1984, 1985). Ezek egyik ütközési pontja a speciáció folyamata. A genetikusok, az ökológusok és a paleontológusok klasszikus kutatási területeiken, egymástól izoláltan dolgoztak. Ma a faj és a fajkeletkezés kérdése az egyik fontos találkozási területük.

Speciációs eseménynek általában a leszármazási vonalak (phylum) elágazásait tekintjük (kladogenezis), bár egyetlen leszármazási vo-

nal időbeli transzformálódásával (anagenezis, filetikus evolúció) is új faj keletkezik.

A földi bioszféra története a species szintjén még két eseménytípussal egészül ki; ezek a sztázis és az extinkció. A fajok időbeli morfológiai állandóságát paradox módon szintén evolúciós jelenségnek kell tekinteni, ugyanis ilyenkor sem áll le a molekuláris evolúció órája a neutrális mutációk random fixálódása révén. Az extinkció – a fajok kipusztulása – a földtörténeti korokat elválasztó látványos kihalásoktól eltekintve közel konstans rátával folyik. Az extinkciót kompenzáló speciáció eredményezte a történelem előtti időkben Földünk fajszámának „steady state” állapotát. Nagymértékben bizonytalan, hozzávetőleges becslések alapján ez a folyamat átlagosan évszázadonként mintegy 500 faj lecserélését jelentette.

A XX. század a bioszféra történetében nevezetes lesz. Az ezredfordulóig 1 millió faj végleges kipusztulását jósolják (Norman, 1981). Ha ennek csak a fele lesz igaz, még akkor is ezerszeresen haladtuk meg az átlagot. Joggal gondolhatjuk, hogy a paleontológiai időskálán rövidesen új kor vagy időszak kezdődik.

Ezen aktualitásoktól függetlenül a modern biológiai ismeretek birtokában a speciáció kérdése korántsem egy múlt századbeli darwini dilemma. Olyan kérdésekre, mint az, hogy „Miért tagolódik az élővilág felismerhető egységekre, azaz fajokra?”, vagy „Hogyan lesz

egy fajból kettő?” – a válasz egyáltalán nem triviális. Egy növény- vagy gerinces állatfaj genomja milliárdos nagyságrendben tartalmazza a genetikai információ alapelemeit jelentő nukleotidpárokat. Ezek mindegyike mutációra képes. E mutációk révén majdnem kontinuus változást várnánk. Így a fajok közötti morfológiai és genetikai diszkontinuitást valamilyen más módon kell megmagyaráznunk.

### *1. A faj természete*

Az eddigi bevezetőben a faj fogalmát darwini értelmezésben használtam. A fajok eredetéről írt könyvének 44. oldalán ugyanis Darwin ezt írja: „Bár eddig egyetlen definíció sem aratott osztatlan sikert a természetkutatók között, mégis mindegyikünk halványan sejti, hogy mit is ért alatta, amikor fajról beszél.” Hasonló helyzetre utal az a mai találó definíció, mely szerint „a faj az organizmusoknak azon csoportja, amelyet egy kompetens taxonomus fajnak tart”. Kompetens taxonomus pedig nyilván az, aki felismeri az igazi fajokat (Kitcher, 1984).

A fentiekhez hasonlóan sokak számára a faj önkényesen elhatárolt nominalisztikus fogalom, míg mások objektív realitásnak vélik. Pontosán 30 évvel ezelőtt, 1955 decemberében az American Association for the Advancement of Science Atlantában rendezte meg azt

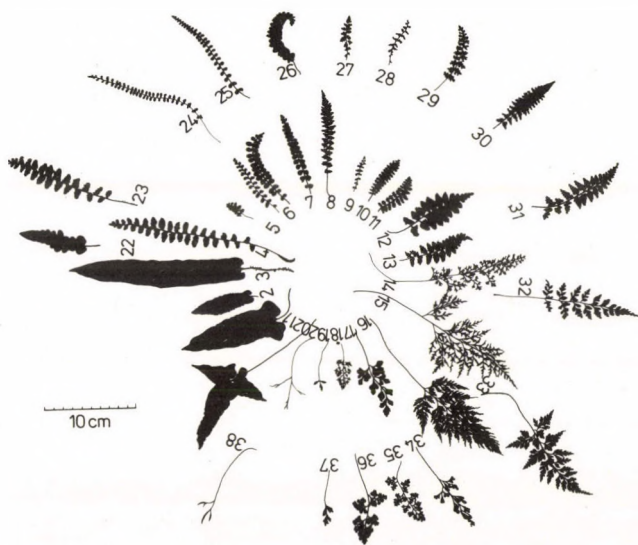


a vitát, melynek anyaga „A species probléma” címmel jelent meg (Mayr, 1957). A fajról alkotott kép azóta sem változott sokat, bár a két fő definíciós szemponthoz, a reprodukcióshoz és a morfológiaihoz újabban ökológiai is (niche) járul. Mindezek ellenére a konkrét esetek többségében egyetértés van a fajok körülhatárolása terén. E fajokban ugyanis az ökológiailag is értelmezhető genetikai változások morfológiailag is detektálhatók, s reprodukatív izoláció biztosítja a faj genetikai és fenetikai elkülönültségét. Bár a fenetikus Sokal és Crovello (1970) a genetikai alapú ún. „biológiai” fajfogalmat szó szerint ízekre szedve igyekezett bebizonyítani annak használhatatlanságát, alkalmasabb definíció hiányában az evolúciógenetikusok többsége ma is ezt, vagy ehhez lényegében hasonló meghatározást fogad el (Mayr, 1940). Eszerint a fajok „ténylegesen vagy potenciálisan egymással továbbtenyésztő populációk csoportjai, melyek más ilyen csoportoktól reprodukatív izoláltak”. Ugyanez még tömörebb újabb megfogalmazásban: „A faj populációk reprodukatív közössége” (Mayr, 1982).

E „sokdimenziós” fajfogalom (Mayr, 1963) a térben megoszló populációkra is alkalmazható. Ezen az alapon a faj egy adott időber – az „in statu nascendi” ritka kivételétől eltekintve – objektíve létező valóság. A geológia időskálán viszont jóval bizonytalanabb a helyzet, hiszen itt a definíció kritériumai tesztel



hetetlenek. Ugyanígy alkalmatlan az aszexuális fajokra is. További bonyodalom a reprodukív izoláció megléte vagy hiánya, mivel ez egy kontinuum két szélsőséges esete. Mégis, Mayr definíciójával a ma élő fajok jelentős többsége összeegyeztethető. Hadd illusztráljam mindent az *Asplenium* nemzetség európai fajaival (1. ábra). Látható, hogy itt a 39 biológiai faj 33 morfológiai fajnak felel meg. Hat esetben repro-



1. ábra. Az európai *Asplenium* páfránynemzetség fajainak levélszilüettjei. A belső körben a diploid fajok vannak, míg a külső az auto- vagy allotetraploid származékaik. Az autopoliploid sorok tagjai (pl. 4 → 23; 6 → 24; 9 → 28; 13 → 31; 17 → 34; 20 → 38) morfológiailag alig különböznek, bár reprodukíve izoláltak (Vida 1976)

duktív izoláció ellenére nincs lényeges morfológiai eltérés (Vida, 1976).

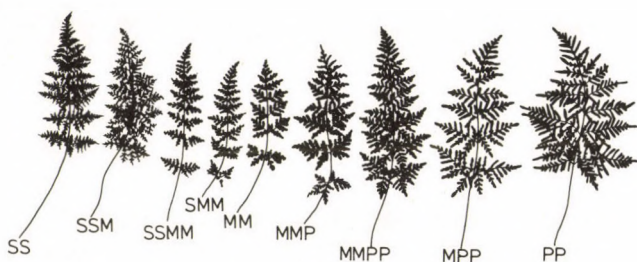
Ha viszont a faj a természetben élő organizmusok objektíve létező fenetikai és genetikai diszkontinuitásán alapuló fogalom, e megszakítottságnak valamilyen magyarázatát is kell adnunk. Ezen keresztül juthatunk el a speciáció problematikájához. A kurrens magyarázatok egy leegyszerűsített repertoárját az 1. táblázat mutatja be. Az egyetlen kérdésre adott hétféle válasz mindegyikének lehet valami igazsága, s a biológiai rendszerek „sajnálatos” heterogenitása folytán a legtöbb konkrét példával is alátámasztható. A válaszok nem feltétlenül alternatívák. Fontosságukkal kapcsolatos szubjektív megítélésem a sorrendben tükröződik. Külön figyelmet érdemel a belső fejlődési megkötöttséget feltételező 3. és 7. válasz. Ha ugyanis ez lenne a döntő tényező, a speciáció megfigyelésére nem lenne sok módunk. Szerencsére ennek szerepe ellen szól az állat- és növénynymesítési tapasztalat éppúgy, mint a mesterségesen kialakított interspecifikus átmenetsorok ténye (2. ábra). A kísérletesen létrehozott morfológiai kontinuitás előállítása allopoloidiával és ezek visszakeresztezéseivel volt lehetséges (Vida et al., 1970).

A génáramlás, mint faj-összetartó erő, hiányzik az aszexuálisan szaporodó élőlényekben. A virágos növények „agamospeciesei” pl. (*Hieracium*, *Rubus*, *Sorbus* genusokban) valóban sok gondot okoznak a taxonomusoknak.

**1. táblázat:** A genetikai-morfológiai egyed-sokaságok diszkontinuitásának (azaz a fajok létének) magyarázatai – különféle megközelítési lehetőségek alapján

Kérdés:	MIÉRT VANNAK FAJOK
1. Válasz (egy populációgenetikus)	– <i>Génáramlás</i> (gene flow) tartja össze a faj populációit (közös gene pool). Reprodukzív izoláció megakadályozza a keveredést más fajokkal.
2. Válasz (egy ökogenetikus)	– Minden faj egy speciális niche-hez <i>adaptált</i> . Szelekció tartja össze a fajt, mindegyiket egy adaptív csúcs közelében.
3. Válasz (egy ontogenetikus)	– Fejlődési megkötöttségek ( <i>developmental constraints</i> ) adják a diszkontinuus mintázatot. Az egyedfejlődési programok módosítása csak kivételes körülmények között lehetséges.
4. Válasz (egy citogenetikus)	– A diszkontinuitás fő oka a <i>kromoszómák</i> szerkezeti vagy számbeli diszkontinuus változása.
5. Válasz (egy molekuláris genetikus)	– Molekuláris terelődés ( <i>molecular drive</i> ) – repetitív DNS és mozgó genetikai elemek ugrásszerű változása a diszkontinuitás oka.
6. Válasz (egy kladogenetikus)	– A leszármazási vonalak random <i>extinkciója</i> eredményezi.
7. Válasz (egy biomatematikus)	– <i>Komplex rendszerek dinamikájából</i> fakadóan az élő rendszereknek is diszkontinuus belső stabilitási állapotaik vannak, nonrandom tranzíciós probabilitásokkal.





2. ábra. A fajok közötti morfológiai diszkontinuitás feloldása hibridizáció és poliploida kombinálásával. A három diploid faj (SS = *Cheilanthes persica*; MM = *Ch. maderensis*; PP = *Ch. pulchella*) allotetraploid hibridjei (SSMM = *Ch. acrostica*; MMPP = *Ch. guanchica*) s ezek visszakeresztései révén teljes morfológiai átmenet képezhető

Az állatvilágban az aszexuális taxonok valamivel egyértelműbbek, bár morfológiai alapon a faj elhatárolása itt sem problémamentes. Mindebből a populációgenetikus válaszáának fontossága tűnik ki. A fajok közötti morfológiai diszkontinuitás az ivaros szaporodással kapcsolatos (Maynard Smith, 1983).

Ha az ivaros szaporodás és az ezzel együttjáró génkicserélődés lehetősége két populáció vagy populációrendszer között megszűnik (izoláció), evolúciós útjaik különválva futnak, s ezzel még azonos külső környezet esetén is genetikai differenciálódás indul meg közöttük. Az izoláció eleinte többnyire külső tényező, de előbb-utóbb belső reprodukzív izolációvá alakul.

A speciáció genetikájával kapcsolatban két dologra kell választ találnunk:

1. Hogyan alakul ki és mekkora a genetikai különbség a speciáció során létrejövő új fajok között?

2. Milyen genetikai megváltozás szükséges a „belső” reprodukzív izoláció kialakításához?

E kérdések megválaszolásához rokon fajok összehasonlító genetikai elemzésével nyerhetünk információt.

## *2. Rokon fajok összehasonlító genetikai elemzése*

A faj-különbségek genetikai elemzésekor sokáig a következő módszertani paradoxonba ütköztünk: A fajok definíciószerűen egymástól reprodukzíve izoláltak, míg a klasszikus genetikai elemzések  $F_2$  vagy backcross nemzedékek segítségével folynak. Szerencsére az ellentmondás nem abszolút, mivel genetikai összehasonlításra legtöbb esetben van valamilyen mód, az alábbi fokozatok szerint:

1. Ha az izoláció prezigotikus (pl. etológiai) és mesterségesen megszüntethető, az  $F_2$ , illetve B nemzedékek szegregációs analízise elvégezhető.

2. Ha a 2. generációban jelentkező hibrid letörés posztzigotikus izoláció van, a szegregációs analízis fenntartásokkal elvégezhető.

3. Ha csak az  $F_1$  állítható elő, de ez életképes és meiózisig is eljut, a meiotikus kromo-

szómapárosodásból következtethetünk a citológiai különbségekre.

4. Ha az  $F_1$  életképtelen, vagy nincs meiózi-sa, csak a szülők kromoszómáinak összehasonlító analízise (sávozott kromoszómákban, politén, vagy lámpakefe kromoszómákban) lehetséges.

Az ideális 1. eset elég ritka. A 2. esetben zavaró lehet egyes genotípus-kategóriák kiesése életképtelenség miatt. A 3. eset megbízhatóságát csökkenti annak lehetősége, hogy a meiotikus kromoszómapárosodás genetikai kontroll alatt állhat. A 4. eset már átmenet a komparatív fenetikai elemzések felé, s mint ilyen, a genotípus-fenotípus reláció kódös bizonytalanságával terhelt.

Szigorú értelemben csak az első két eset tekinthető klasszikus genetikai elemzésnek, míg a másik kettő a citogenetika módszereit alkalmazza.

Szegregáló hibridnemzedékek elemzése interspecifikus relációban nem könnyű feladat. Ennek ellenére már több mint fél évszázaddal ezelőtt olyan alapos munkák születtek, mint pl. 1930-ban Baur, *Antirrhinum* majus  $\times$  *A. molle*, illetve Müntzing *Galeopsis tetrahit*  $\times$  *G. bifida*  $F_2$  elemzése, melyeket szakkönyvek és összefoglaló szakcikk ma is idéznek. E munkákból megállapítható volt, hogy a fajkeresztezések hasadó nemzedékeiben legalább 100 gén szegregál, s ezek részben poligénes, rész-



ben ún. főgénes elemek. Müntzingnek sikerült azt is igazolnia, hogy az  $F_2$ -ben jelentkező csökkent fertilitás genetikai faktora a morfológiai génektől elkülöníthetők. Más szóval ez azt jelenti, hogy a speciáció során a morfológiai differenciálódás és a reprodukív izoláció egymástól függetlenül is kialakulhat. Ugyanezt igazolták később az ún. „sibling” *Drosophila* fajok is, melyek között a morfológiai különbség szinte nulla, de reprodukíve teljesen izoláltak (Ayala, 1975).

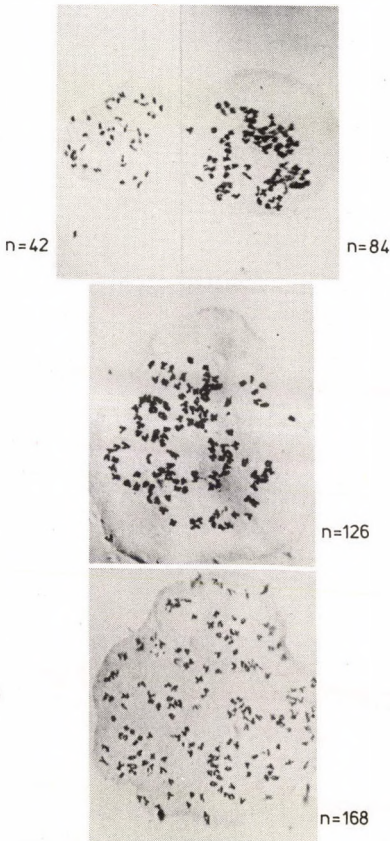
Az interspecifikus szegregációból nehéz egyértelmű következtetéseket levonni a fajok közötti génváltozások számát illetően. Nem szabad ugyanis elfeledkezni arról a körülményről, hogy a keresztezésekben szereplő szülőfajok nem beltenyésztett vonalak tagjai, hanem jelentős mértékben maguk is heterozigóták. Így az  $F_2$ -ben szegregáló lókuszek száma több, mint a fajok közötti eltérő géneké, ha csak nem egyetlen  $F_1$  öntermékenyített utódaival dolgozunk. Ennek lehetősége pedig még a biszexuális növényekben is korlátozott a gyakori autoinkompatibilitás miatt. Másrészről az a megfigyelés, hogy egy tulajdonság monogénes szegregációt mutat, nem bizonyíték arra, hogy e tulajdonság egyetlen mutációval jött létre. Lehetséges ugyanis, hogy számos gént reguláló faktor hasadását észleltük.

Nehéz feladat a vastag könyvekben összefoglalt speciációval kapcsolatos citológiai, citogenetikai eredményeket (pl. White, 1978) rö-

viden kommentálni. Az esetek zömében citológiai kimutatható különbség van a rokon fajok között. A különbség roppant széles skálán mozog. A teljes egyezéstől (homoszekvenciás speciáció) az inverziókon, transzlokációkon, kromoszóma-fúziókon és fragmentációkon keresztül a poliploidiaig minden átmenet előfordul. Ezen az alapon White (1978) úgy véli, hogy a speciációban döntő szerepe van a kariotípus megváltozásának. Ugyanakkor azonban csökkenti a változások speciációs súlyát az a megfigyelés, hogy sok esetben fajon belül, sőt populáción belül is előfordul kromoszómális polimorfizmus. Ennek extrém példája egy szarvasféle, az indiai muntjak (*Muntiacus muntjak vaginalis*), melynek nőstényeiben  $2n = 6$ , hímjeiben  $2n = 7$  kromoszóma található. (Az emlősök körében ehhez hasonló alacsony érték sehol sincs.) Az indiai muntjak legközelebbi rokonában, a maláj muntjak nőstényében  $2n = 8$ , míg a kínai muntjak (*M. muntjak reevesi*) mindkét nemében  $2n = 46$  kromoszómát számoltak. A 6 és a 46 kromoszómás muntjak keresztezhető, de csak sterilis  $F_1$ -et eredményez, így biológiai külön fajok. Giemsa-sávok elemzésével kimutatható, hogy e roppant látványos kromoszómaszám-redukció robertsoni fúziók sorozatával valósult meg, miközben az egyes kromoszómákon belül a gének sorrendje változatlan maradt.

A teljes kromoszómaszerelvény kettőződésével, illetve sokszorozódásával járó poliploidia

főleg a növényfajokban gyakori (3. ábra). Poliploidokkal alkotott interspecifikus hibridek meiózisa fontos információkat szolgáltat a poliploidia típusára és a genomok eredetére vonat-

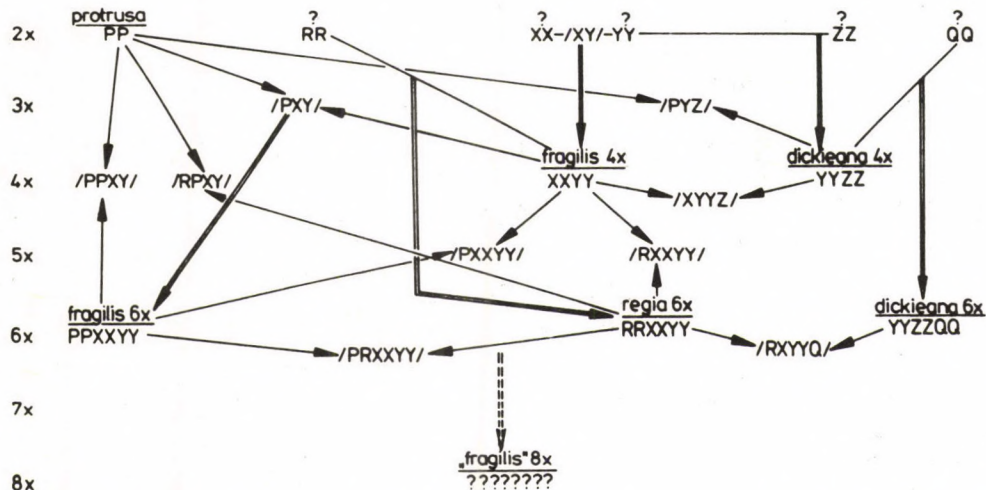


**3. ábra.** A *Cystopteris fragilis* páfrányfaj-komplex poliploid sora (2x, 4x, 6x, 8x). A kép a spóraanyasejtek meiózist (metafázis I.) mutatja bivalens kromoszómákkal (Vida 1976)

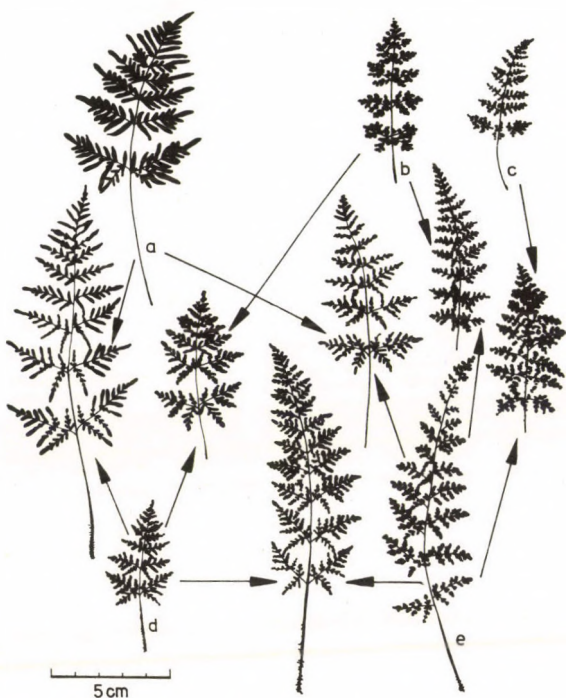


kozóan (Lovis és Vida, 1969, Vida, 1970, 1972, 1974, 1976, Vida et al., 1970, Vida, Major és Reichstein, 1983). Legyen szabad ezek közül most csupán a *Cystopteris fragilis* komplexre (4. ábra) és az európai *Cheilanthes* nemzetség fajai között végzett genomelemzéseinkre hivatkozni (5. ábra). A tetraploid taxonok eredetére a diploidokkal szintetizált hibridek meiózisából következtettünk. Feltételezésünket az egyik tetraploid faj diploidokból kiinduló reszintézisével is bizonyítottuk. E nemzetségben végzett keresztezések egyik érdekes esete az volt, amikor ugyanolyan genomösszetételű triploid hibridet két teljesen más interspecifikus kombinációból is létrehoztunk. Ezek morfológiája a tetraploid szülőben végbement genetikai diploidizációra utal (6. ábra).

A genomelemzésekből egyértelmű képet nyerhettünk a poliploidiaával kapcsolatos gyors speciációra, de nem kaptunk információt a diploid fajok eltérő genomjainak eredetére. Pedig a növényvilág speciációs eseményeinek legalább a fele diploid szinten zajlik. Az állatvilágban ugyanez több mint 99%. A szegregációs elemzésekből csak meglehetősen bizonytalan konklúziókat lehet levonni, míg a diploid szintű összehasonlító citológiai adatok csupán egy esetleges izolációs mechanizmusra utalnak. Szerencsére a molekuláris biológia módszereinek tökéletesedésével újabb lehetőségek születtek bármely két faj genetikai különbségeinek kvantitatív becslésére.



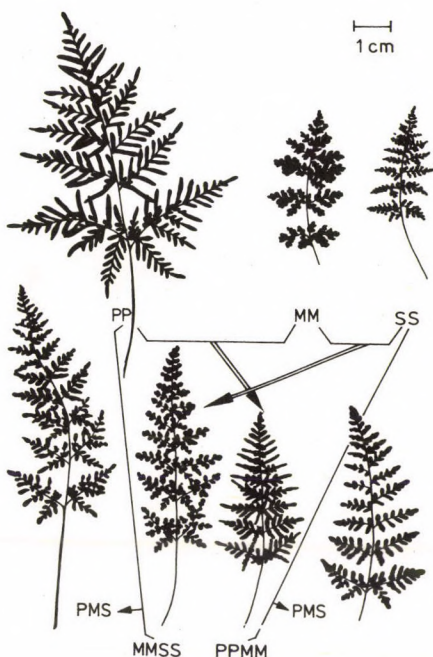
4. ábra. A *Cystopteris fragilis* komplex fajainak (aláhúzott nevek) szintetikus hibridjeiből kikövetkeztetett genom-összefüggések. Egyetlen nagybetű 42 kromoszómát jelöl. Páros genomok esetén bivalensek, páratlanból univalensek alakulnak ki meióziban. Az ősi genomok közül diploid (2x) szinten ma már csak egy faj (PP) él. Az oktoploid (8x) *C. „fragilis”* eredete még tisztázatlan (Vida 1974, Vida és Mohay 1980). Az egyszeres vonalak (nyilak) kereszteződést, a kettőzöttek poliploiditást jelentenek



5. ábra. Az európai *Cheilanthes* fajok retikuláris evolúciója. A *Ch. pulchella* (a) és *Ch. maderensis* (b) diploid fajok az allotetraploid *Ch. guanchica*-t (d) hozták létre. Hasonlóan a *Ch. maderensis* (b) a *Ch. persica*-val (c) kombinálva a *Ch. acrostica* (e) fajhoz vezetett. Minderre a betűjel nélküli szintetikus interspecifikus hibridek meióziséból következethettünk (Vida et al. 1972)

Az első ilyen próbálkozást az immunológiai módszerek jelentették (Irwin, 1953). Az igazi áttörést azonban az elektroforézis alkalmazása hozta. Több tucatnyi protein lókuszt kompara-





6. ábra. Ugyanazon genom-összetételű triploid *Cheilanthes* hibrid (*PMS*) kétféle kombinációból ( $PP \times MMSS$ ;  $SS \times PPM$ ) is előállítható. Az azonos genom ellenére a levélmorfológia kisebb eltérést mutat, ami az allotetraploid szülőfajokban történt evolúciós változásra utal (Vida, Major és Reichstein 1983). A jelölések a 2. ábráéval azonosak

tív tanulmányozására nyílt mód nem csupán a taxonra reprezentatívnak vélt 1–1 egyed között, hanem populációk között is. A forradalmi változás 20 éve indult meg Hubby és Throckmorton (1965), majd Lewontin és Hubby (1966), illetve Harris (1966) publikációi-

val. Ezekből fény derült a populációk nagyfokú genetikai polimorfizmusára, s alapvetően módosult a természetes populációk genetikai szerkezetéről alkotott képünk. Mindez új típusú kérdésfeltevést indokolt a speciációval kapcsolatban. Kiderült ugyanis, hogy különösen a közeli rokon fajok között ritka az őket egyértelműen elválasztó „diakritikus” genetikai marker. Mégis jelentős különbség lehet közöttük ellentétesen polarizált allélgyakoriságok folytán. Így nem azt kell keresnünk, hogy hány génben különbözik két populáció egymástól, hiszen lehet, hogy egyben sem, míg egy populáció két egyede számos génben eltérhet. Az allélgyakoriságokat figyelembe vevő genetikai távolságot többféle módon igyekeztek meghatározni. Az egyik ilyen vonzó lehetőség geometriai távolságként értelmezni egy sokdimenziós térben, melyben a dimenziók számát az allélszám határozza meg. Hosszú távú evolúciós események kapcsán ez az értelmezés azzal a nehézséggel jár, hogy új mutációval új dimenzió is lép be, míg allélkieséssel a dimenziók száma csökken. Mivel pedig egy lókuszon a lehetséges allélformák száma roppant nagy (ez teszi lehetővé a populációgenetikában az ún. végtelen allélszám modellek alkalmazását), a genetikai távolságok ilyen kezelése roppant körülményes. Nei 1972-ben bevezetett egy viszonylag egyszerű genetikai identitás ( $I$ ) és távolság ( $D$ ) fogalmat, melyeket azóta is eredményesen alkalmaznak. Két popu-

láció (X és Y) genetikai hasonlóságát egy génhelyen ( $k$ ) azzal az aránnyal fejezi ki, mely az azonos allélválasztás esélyeit veti össze X és Y populációban együttesen, illetve külön-külön:

Normalizált identitás a  $k$ -adik lókuszon:

$$I_k = \frac{J_{XY}}{\sqrt{J_X J_Y}}$$

ahol

$$J_{XY} = \sum_{i=1}^n p_{ix} p_{iy}$$

$$J_X = \sum_{i=1}^n p_{ix}^2$$

$$J_Y = \sum_{i=1}^n p_{iy}^2$$

$p_{ix}$  és  $p_{iy}$  az  $i$ -edik allél gyakoriságai X és Y populációkban.

Genetikai távolság a  $k$ -adik lókuszon:

$$D_k = -\ln I_k$$

Identitás és genetikai távolság  $m$  lókuszos összehasonlítása esetén:

$$I = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m I_k$$

$$D = -\ln I$$

A genetikai távolság értelmezése ( $D$ ) a genetikai variáció detektálási módjától függ. Elektroforetikus észlelt allélformák többnyire a proteinmolekula töltésváltozásával kapcsolato-

sak. Ezek az összes aminosav szubsztitúciónak csupán 1/4-ét teszik ki. Egy elektroforetikus elemzés alapján kalkulált  $D_{XY}=0,5$  érték például úgy értelmezhető, hogy X és Y populációk egyedei egymástól átlagosan génjeik felében egy töltésváltozáshoz vezető kodonszubsztitúcióban különböznek. 1-nél nagyobb  $D$  érték már génenként több ilyen változást is feltételez.

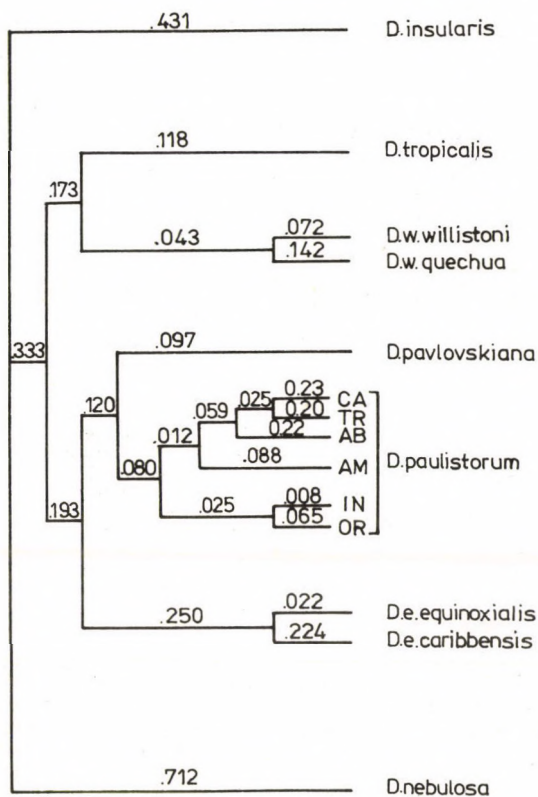
Az első, több fajra kiterjedő genetikai távolság mérést Ayala és mtsai (1974) közölték a *Drosophila willistoni* fajcsoportban. E csoport tagjai a speciáció különböző szakaszaiban vannak, így kiváló lehetőséget biztosítottak a genetikai távolságok kialakulásának nyomon követésére. E rokonsági kör 14 taxonjában elemzett 36 lókuszt az alábbi átlagos értékeket mutatta:

	$\bar{I}$	$\bar{D}$
Helyi populációk között	0,970±0,006	0,031±0,007
Subspeciesek között	0,795±0,013	0,230±0,016
Semispeciesek között	0,798±0,026	0,226±0,033
Sibling fajok között	0,563±0,023	0,581±0,039
„Jó” fajok között	0,352±0,023	1,056±0,068

A distancia mátrixból dendrogram szerkeszthető. Ayala-ék Wagner-módszerrel szerkesztett *Drosophila willistoni* törzsfáját a 7. ábra mutatja be.

Egy ilyen objektív evolúciós mérce birtokában több más rokonsági körben is készültek

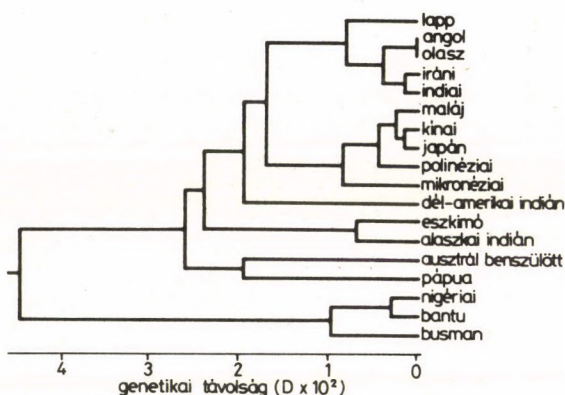




7. ábra. A *Drosophila willistoni* fajcsoport tagjainak rokonsági dendrogramja. A dendrogram a genetikai távolságok alapján (az ágakon feltüntetve) készült (Ayala és mtsai 1974)

felmérések. A fő korlátozó tényező a jelentős munka- és időigény (melyhez nálunk gyakran deviza-probléma is járul). A módszer megbízhatósága nagymértékben a vizsgált lokuszok számától függ.

Saját fajunk, a *Homo sapiens* populációi között a speciáció kezdeti fázisaira jellemző differenciálódás indult meg, melyek distancia dendrogramja hozzávetőlegesen megfelel az emberi rasszokról alkotott morfológiai alapú elképzelésnek (8. ábra). Nei és Roychoudhury



8. ábra. Néhány reprezentatív népcsoport genetikai távolságaiból szerkesztett dendrogram (Nei és Roychoudhury 1982)

(1982) azonban felhívja a figyelmet a migrációs keveredés dendrogramot zavaró hatására is. Az emberiség jelenlegi populációs tendenciái egyértelműen a genetikai távolságok csökkenését jósolják.

Az utóbbi években még mélyebb genetikai információnyerés lehetősége nyílt meg. A DNS restrikciós endonukleázainak alkalmazása, majd a relatíve gyors DNS szekvenálási módszerek bevezetése révén a genetikai vari-



áció elsődleges szintje is becsülhetővé vált. Ma már tudjuk, hogy DNS szinten minden szexuálisan szaporodó diploid élőlény géneinek többségére nézve nagy valószínűséggel heterozigóta, mivel a beltenyészett vonalaktól eltekintve a homológ kromoszómák DNS-e átlag minden 500. nukleotidban eltérő (Kazazian et al., 1983). Ez teszi lehetővé pl., hogy minden ember viszonylag rövid DNS-darabja alapján egyedileg azonosítható legyen.

Restrikciós DNS-térképek, illetve szekvenációelemzések alapján történt populációs-evolúciós összehasonlítás még kevés áll rendelkezésre. Kivétel csupán a mitochondriális genom (l. pl. Nei és Li, 1979, Takahata és Nei, 1985). Teljes eukariota genomok nukleotidszekvenáciájának meghatározása ma még irreális feladat. Egy milliárdnyi bázispár azonosítása valamilyen 1 bp/sec sebességgel folyamatosan dolgozó (ma még nem létező) automatában közel 32 év alatt készülne el. Kiválasztott genomkönyvtár-darabok esetén viszont a minta reprezentativitása kérdőjelezhető meg.

Már a 60-as évek óta létezik azonban egy olyan módszer, mely alkalmas teljes genomok kvantitatív összehasonlítására. Ez a DNS hibridizálásán alapul. A módszer feloldóképesége sokáig csak a magasabb rendszertani egységek összevetését tette lehetővé, ott is jelentős hibával. A 80-as évekre sikerült e módszerek egyikét, a delta  $T_{50}$ H mérést (főleg a Yale Egyetemen) nagymértékben kifinomítva

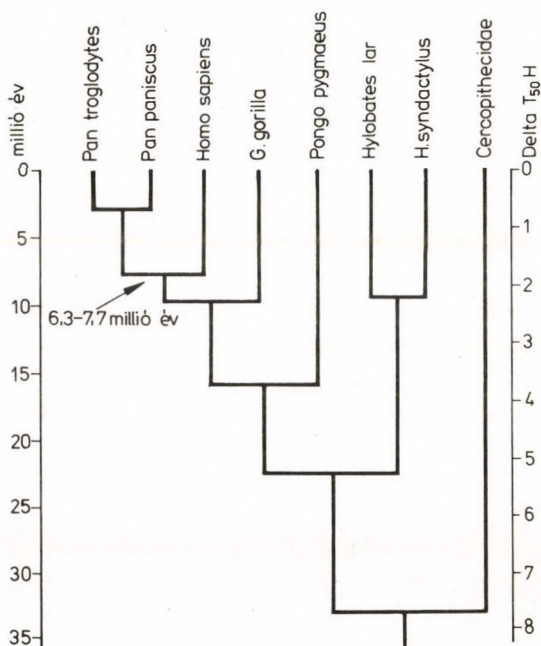
standardizálni. Sibley és Ahlquist (1983, 1984) nemrég 1600 madárfaj DNS-einek több mint 20 ezer páros összehasonlítását közölték két cikkben. (Nálunk ebből legalább 20 ezer publikáció lett volna.) A módszer – tömören – a következő. A fajmintából izolált DNS-t a repetitív szekvenciáktól megfosztva kb. 500 bázispárnnyi szakaszokra nyírják, majd az összehasonlítható DNS-ekből denaturáció és renaturáció útján „hibrid” heteroduplexeket hoznak létre. Ezek hőstabilitását mérik ( $T_{50}$  „olvadáspont”). A DNS ún. olvadáspontja – a kettős hélix szétválása – a bázispárok közötti H-híd kötések számától függ. Genetikailag eltérő fajok hibrid DNS-ében az eltérés a polinukleotid fonalak csökkent párosodásában, s ezzel a „szülő fajok” DNS-ének olvadáspont átlagához képest olvadáspont csökkenésben fejeződik ki. Egy %-nyi nukleotid divergencia megfelel  $1^{\circ}\text{C } \Delta T_{50}\text{H}$ -nak.

Úgy tűnik, a genomok óriási mérete, s az egyes génszakaszok heterogén funkciója, illetve funkció hiánya miatt – a nukleotid-szubsztitúció közel konstans rátával történik. Más szóval, egy molekuláris órával rendelkezünk, mely a protein órákhoz képest sokkal egyenletesebben ketyeg. Sibley és Ahlquist kalibrálásai szerint  $1^{\circ}\text{C } \Delta T_{50}\text{H}$  4,5 millió év független evolúciónak felel meg.

Ugyanez a szerzőpáros az ember és az ember-szabású majmok törzsfájának megszerkesztésére is alkalmazta módszerét. Nagy feltűnést

keltett a csimpánz – gorilla – ember ág dichotomikus bontása, s az emberi vonal különválasztási idejének megállapítása (6–8 millió év) (9. ábra). (A Homo – Pan távolság e módszerrel sem nagyobb egy átlagos genuson belüli fajtávolságnál.)

A DNS hibridizációs módszerek evolúciós felbontóképessége, sajnos, még ma is elmarad



9. ábra. Az ember és a hozzá genetikailag legközelebb álló majmok rekonstruált rokonsága a hibrid DNS termális stabilitása alapján ( $\Delta T_{50} H$ ). Az evolúciós divergencia időben lineáris növekedését feltételezve az elágazási idő is becsülhető



az elektroforetikusan detektálható allélgyakoriságokból kalkulált genetikai távolságok pontossága mögött. Ezért az „in flagrante delicto” típusú speciációs elemzésekhez (Lewontin, 1974) ma még nem megfelelőek.

### *3. A reprodukzív izoláció eredete*

Földrajzi értelemben elkülönülő populációk esetében genetikai alapú reprodukzív izolációra nincs szükség. Ennek ellenére az izolált populációkban meginduló evolúciós divergálódás „melléktermékeként” előbb-utóbb mégis kialakul. Ennek nyilvánvaló oka az, hogy mind a szexuális párosodás, mind pedig a morfogenetikai folyamatok a zigótától a gamétaképzésig genetikai meghatározottsággal rendelkeznek, melyek összehangoltan evolválódnak. Külön-külön módosuló ilyen programok az izolációs idővel arányosan egyre kisebb mértékben fognak egymásnak megfelelni.

Szimpatikus szituációban a populációk keveredését reprodukzív izolációs mechanizmusok akadályozhatják meg. Ezeket két csoportba sorolják aszerint, hogy a zigóta kialakulását gátolják-e (prezigotikus izoláció) vagy csak ezután hatnak (posztzigotikus izoláció):

1. Prezigotikus:   A) Ökológiai  
                      B) Szezonális  
                      C) Etológiai



- D) Mechanikai
- E) Pollinátoros
- F) Gametikus

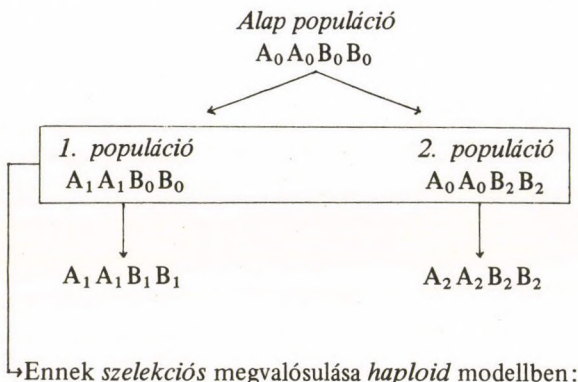
2. Posztzigotikus: A) Hibrid életképtelenség  
 B) Hibrid sterilitás  
 C) Hibrid letörés

(Dobzhansky, 1970)

A felsorolásból látható, hogy legtöbb mechanizmus leegyszerűsített esetben kialakítható 1–2 gén adekvát mutációs megváltoztatásával. A természetben szimpatrikusan izolált fajok ugyanezt többnyire számos gén alapján teszik. Kísérleti úton is sikerült már prezigotikus izolációt kialakítani *Drosophila* vonalak között szelekcióval. Ehhez hasonló természetes szelekciót viszont nehezen tudunk elképzelni.

Meggyőzőbb példa az angliai réz- és ónbányák meddőhányóin adaptálódó *Agrostis tenuis* fűfaj keletkezőben lévő szezonális izolációja. A nehézfémeket toleráló genotípusok a közeli nem toleráns egyedek állandóan érkező pollenjeitől a virágzási idő eltolásával „védekeznek”. Pontosabban fogalmazva a főszekontól eltérő időben virágzó egyedek a szelektív talajon öntermékenyülve nagyobb valószínűséggel produkálnak nehézfém rezisztens utódokat, azaz fitnessük magasabb. Ily módon elvileg megvan a lehetőség az új (szelektív) környezetben új fajjá differenciálódni (Antonovics et al., 1971).

A posztzigotikus izoláció kialakulásához gé-  
nikus szinten minimálisan két mutációt (egy  
vagy két lókuszon) kell feltételezni. A legtöb-  
bet idézett Dobzhansky–Müller-féle séma a  
következő:



ha

$$\begin{array}{ll}
 W_{A_0 B_0} = 1 & \text{és } A_1 \text{ gyakorisága } x, \\
 W_{A_1 B_0} = 1 + s_1 & A_0 \text{ gyakorisága } 1 - x, \\
 W_{A_0 B_2} = 1 + s_2 & B_2 \text{ gyakorisága } y, \\
 W_{A_1 B_2} = 1 - t & B_0 \text{ gyakorisága } 1 - y,
 \end{array}$$

akkor

$$\Delta x = \frac{x(1-x)[s_1 - (s_1 + s_2 + t)y]}{\bar{W}} > 0,$$

ha

$$y < \hat{y} = \frac{s_1}{s_1 + s_2 + t},$$

$$\Delta y = \frac{y(1-y)[s_2 - (s_1 + s_2 + t)x]}{\bar{W}} > 0,$$

ha

$$x < \hat{x} = \frac{s_2}{s_1 + s_2 + t},$$

ahol

$$\overline{W} = 1 + s_1 x(1 - y) + s_2 (1 - x) y - txy.$$

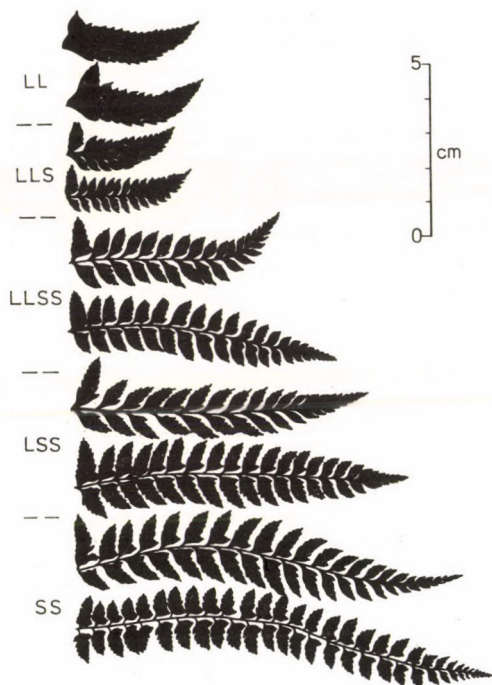
Az első kritikus lépés bizonyos feltételek között szelekcióval is elképzelhető (pleiotrop hatással), de random drifttel szelekció nélkül is kialakulhat elsősorban kisméretű populációkban.

Bizonyos mértékű hibridsterilitás könnyen létrejöhet egyetlen kromoszóma- vagy genom-változással. A kromoszómaváltozások között különösen az inverziót és a transzlokációt tartják ilyen szempontból jelentősnek. Az így kialakuló reprodukzív izoláció a virágos növényekben és a diploid állatokban kezdeti fokon nem lehet tökéletes, mivel az első keletkező egyed éppoly heterozigóta, mint az így „izolált” populációk hibridje. Egy részleges izolációs mechanizmus azonban alapja lehet egy később tökéletesedő hibridsterilitásnak.

Poliploidia egyetlen lépéssel (genom-mutáció) csaknem tökéletes izolációt eredményez. Ennek ellenére a természetben végzett megfigyelések és a meiotikus kromoszóma-szétválások tanulmányozása alapján jutottunk arra a következtetésre, hogy morfológiailag detektálható génáramlás még az allopoloid fajok és diploid progenitoraik között is lehetséges (Vida és Reichstein, 1975). Az interspecifikus génáramlás mértéke a *Polystichum* genus fajai között oly csekély, hogy nem vezet a fajok

közötti morfológiai különbségek elmosódásához (10. ábra).

Kísérletek és természetben végzett megfigyelések egész sora igazolja, hogy a reproduk-tív izoláció bármely kezdeti típusa a természet-



**10. ábra.** Interspecifikus génáramlás nyomai a *Polystichum* fajok között (LL = *P. lonchitis*; SS = *P. setiferum*; LLSS = *P. aculeatum*; a hárombetűsek hibridek). A génáramlás az azonos genomjelű fajok egyedeit morfológiailag eltérővé teszi. Ezek szélsőséges típusai a taxonok elmosódását eredményezik (Vida és Reichstein 1975)



ben szelekcióval tovább erősödhet megfelelő feltételek esetén. A reprodukív energiát fecsérő posztzigotikus izolációkra ezen felül a megelőző prezigotikus rendszerek valamelyike is ráépül.

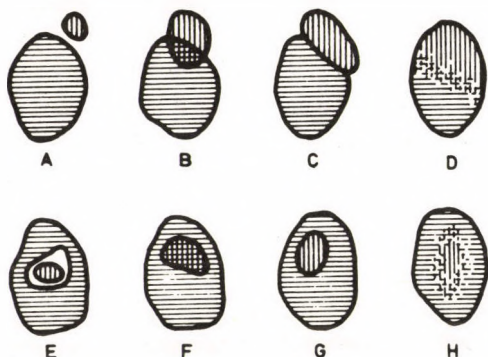
#### *4. Speciációs folyamatok típusai*

Ha valaki veszi a fáradságot a speciációval kapcsolatos irodalomból csupán az összefoglaló könyvek és cikkek áttanulmányozására, a speciációs esetek tarkaságát tapasztalja. Templeton az egyik review-jában (1981) mutatott rá arra, hogy speciáció bizonyítottan lehetséges

- kariotípus-változás,
- jelentős DNS-szekvencia megváltozás,
- izoenzim eltérés,
- morfológiai változás,
- niche változás

*nélkül* is. Aligha marad ezután remény egy általános speciációs modellre. A fajkeletkezés típusainak rendszerezése legtöbbször geográfiai alapon történik. Eszerint megkülönböztetnek allopatrikus, parapatrikus, sztázipatrikus és szimpatrikus eseteket (11. ábra).

Sokáig az allopatrikus speciációt tartották a leggyakoribbnak. A hatvanas évek közepétől főleg Maynard Smith (1966), Bush (1975) és White (1978) provokatív tézisei nyomán az allopatrikus speciáció leszorult az első helyről. A helyzet újabban ismét visszafordulóban van,



**11. ábra.** A speciáció típusai: geográfiai alapon **A.** külső allopatríia, **B.** normális szimpáttria, **C.** normális parapatría, **D.** normális földrajzi intergradáció. **E–H.** ugyanezek „belső” változatai (Key 1981)

természetesen nem zárva ki a szimpatrikus vagy ahhoz hasonló speciációk ritkább előfordulását (Futuyma és Mayer, 1980, Templeton, 1980, 1981).

A speciáció genetikai szempontjai alapján a geográfiai klasszifikáció helyett célszerűbb populációgenetikai osztályozó elvet keresni. Templeton (1980, 1981) felosztásában először a divergenciát és a tranzilienciát különíti el. Divergencia alatt fokozatos genetikai elkülönülést ért (lényegében szelekcióval), melynek során a belső okokkal értelmezett reprodukzív izoláció fokozatosan épül ki. A tranziliens típus ugrásszerű változás, mely egy szelekciós akadály leküzdésével jár. Divergencia tehát a szelekció hatására, tranziliencia a szelekció ellenére alakul ki (Templeton 1981):

## SPECIÁCIÓ

### 1. Divergencia

- a) adaptív: külső izoláció után független evolúció
- b) klínes: szelekció gradiens mentén, izoláció távolsággal
- c) élőhelyi: élőhelyi szelekció

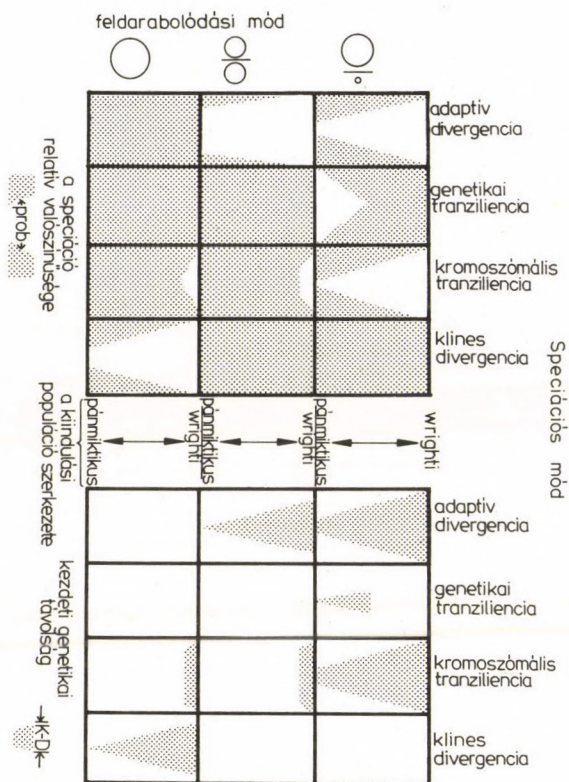
### 2. Tranziliencia

- a) genetikai: „shifting balance”
- b) kromoszómás: kromoszómamutáció fixálódása heterozigóta hátrány ellenére
- c) hibrid rekombináns: új rekombinánsok szelekciós stabilizálása
- d) hibrid fenntartás: alloplóidia, apogamia

A speciációs típusok előfordulásának valószínűségei attól is függnék, hogy milyen a kiindulási populáció szerkezete, s milyen arányban bomlik szubpopulációkra. Ugyanezek a tényezők a szétválás utáni  $t_0$  idő kezdeti genetikai distanciáját is jelentősen befolyásolják (12. ábra).

Ha a speciációnak egyáltalán megadható valamilyen alapmodellje, ez talán a tökéletesen izolált populációk genetikai differenciálódási modellje lenne (Malècot, 1948, Nei és Feldman, 1972, Nei, 1975). Eszerint a két populáció genetikai identitása ( $I$ ) az

$$I = I_0 e^{-2\mu t}$$



2. ábra. A speciációs folyamatok osztályozása populációgenetikai alapon (Templeton 1981)



formula szerint csökken, azaz a genetikai távolság

$$D = 2\mu t$$

az idővel egyenes arányban növekszik, feltéve, hogy a mutációs ráta minden lókuszon azonos és konstans, s a mutáció neutrális alléleket produkál. Ugyancsak kizártuk a migráció lehetőségét. Ha a mutációs rátát a molekuláris evolúció neutrális modelljének megfelelően (Kimura, 1983) allélhelyettesítési rátával ( $\alpha$ ) azonosítjuk (mivel  $\alpha = 2N\mu \frac{1}{2N} = \mu$ ), máris a már említett molekuláris óra sokat vitatott formulájához jutunk:

$$t = \frac{D}{2\alpha}$$

Ez azonban már inkább a makroevolúció problémaköre.

## 5. Zárzó

A speciációs teóriák kapcsán gyakran hallani a kételkedő megjegyzést: még senkinek sem sikerült új fajt létrehozni. E megjegyzésben az a biztonságérzet rejlik, hogy a természetben sokezer év alatt lejátszódó folyamatok 1–2 éves kísérletbe aligha komprimálhatók. A tranziliens speciáció típusokra természetesen mindez nem igaz. Legyen szabad ennek bizonyítására két – újonnan szintetizált – páfrány-

fajra utalnom, melyeket diploid fajhibridek zömmel steril spóráiból sikerült kapnom (Rasbach et al., 1979, Vida et al., 1988). Az első fajkombináció (*Asplenium fissum* × *A. viride*) a természetben spontán is létrejön ugyan, de valószínűleg üres niche hiányában nem alakulhatott önálló fajjá. A másik (*Cheilanthes maderensis* × *Ch. persica*) lényegében egy már meglévő faj (*Ch. acrostica*) reszintéziséhez vezet. A példák szépséghibája, hogy mindkét esetben a speciáció alapmodelljeivel ellentétben nem egy fajból lett két új, hanem két régieből egy új, ezzel mintegy a feje tetejére állítva a törzsfát. Az alloplodia – bár sok esetben kiváló adaptáltságot biztosít hordozójának – további evolúciós perspektívákkal alig rendelkezik. Szelekciós előrehaladása fél-sebességgel lehet csupán, a génszubsztitúció pedig csak genetikai diploidizálódás után lehetséges. A természetben az ilyen poliploid faj megváltozására többnyire csak újabb poliploidával kerülhet sor, tovább növelve evolúciós inerciáját, s ezzel a leszármazási sor kipusztulásának esélyét.

Az evolúciós események időigényességének egy másik megkerülési lehetősége a számítógépes szimuláció alkalmazása. Az evolúciót azonban csupán a neutrális evolúció szélsőséges feltételrendszerében tanulmányozhatjuk kizárólag a molekulák szintjén. Mihelyst morfológiai tartományba lépünk a gén–fén reláció bizonytalanságába ütközünk. Meg kell ta-

lálunk a morfogenezis alapelveit ahhoz, hogy a formák evolúciója mögötti genetikai eseményeket megértsük.

A speciáció a mikroevolúció és a makroevolúció határmezsgyéje. Egészen bizonyos, hogy az evolúciós változások sorozatában egy igen fontos lépést jelent. A punktualista – gradualista vita második évtizedében az már bizonyos, hogy nincs szétcsatlóság a populációs és a makroevolúciós folyamatok között. Ellenkezőleg, az ökológiai hálózatokba való populációs beilleszkedés vezet a makroevolúciós trendekhez (Vida, 1985).

A 20. század evolúciós szintézise még számos lényeges ponton megoldatlan. Ezek egyik kulcskérdése továbbra is a speciáció genetikája marad.

## IRODALOM

- ANTONOVICS, J., BRADSHAW, A. D., TURNER, R. G. (1971): Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Rev.* 7, 1–85.
- ATCHLEY, W. R., WOODRUFF, D. S. (eds) (1981): *Evolution and speciation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- AYALA, F. J. (1975): Genetic differentiation during the speciation process. *Evolutionary Biol.* 8, 1–78.
- AYALA, F. J., TRACEY, M. L., HEDGECOCK, D., RICHMOND, R. C. (1974): Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution* 28, 576–592.
- BENGTTSSON, B. O. (1979): Theoretical models of speciation. *Zoologica Scripta* 8, 303–304.
- BULL, J. J., CHARNOV, E. L. (1985): On irreversible evolution. *Evolution* 39, 1149–1155.
- BUSH, G. L. (1975): Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6, 339–364.
- CARSON, H. L. (1975): The genetics of speciation at the diploid level. *Amer. Naturalist* 109, 83–92.
- COYNE, J. A. (1985): Genetic studies of three sibling species of *Drosophila* with relationship to theories of speciation. *Genet. Res., Cambridge* 46, 169–192.
- DOBZHANSKY, T. (1970): *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York
- DOVER, G., BROWN, S., COEN, E., DALLAS, J., STRACHAN, T., TRICK, M. (1982): The dynamics of genome evolution and species differentiation. In: G. A. DOVER and R. B. FLAVELL (eds): *Genome evolution*, Academic Press, London, New York
- ENDLER, J. A. (1977): *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- FUTUYMA, D. J., MAYER, G. C. (1980): Non-allopatric speciation in animals. *Syst. Zool.* 29, 254–271.
- HARRIS, H. (1966): Enzyme polymorphism in man. *Proc. Roy. Soc. B.* 164, 298–310.
- HUBBY, J. L., THROCKMORTON, L. H. (1965): Protein differences in *Drosophila* II. Comparative species genetics and evolutionary problems. *Genetics* 52, 203–215.



- IRWIN, M. R. (1953): Evolutionary patterns of antigenic substances of the blood corpuscles in Columbidae. *Evolution* 7, 31–50.
- KAZAZIAN, H. H. Jr., CHAKRAVARTI, A., ORKIN, S. H., ANTONARAKIS, S. E. (1983): DNA polymorphism in the human  $\beta$  globin gene cluster. In: M. NEI and R. K. KOEHN (eds): *Evolution of genes and proteins*. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts
- KEY, K. H. L. (1981): Species, parapatry and the morabine grasshoppers. *Syst. Zool.* 30, 425–458.
- KITCHER, P. (1984): Species. *Philosophy of Science* 51, 308–333.
- LEWONTIN, R. C. (1974): *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press, New York, London
- LEWONTIN, R. C., HUBBY, J. L. (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54, 595–609.
- LOVIS, J. D., VIDA, G. (1969): The resynthesis and cytogenetic investigation of  $\times$  *Asplenophyllitis microdon* and  $\times$  *A. jacksonii*. *British Fern. Gaz.* 10, 53–67.
- MALÈCOT, G. (1948): *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson et Cie, Paris
- MAYNARD SMITH, J. (1966): Sympatric speciation. *Amer. Naturalist* 100, 637–650.
- MAYNARD SMITH, J. (1982): *Evolution now. A century after Darwin*. Nature-Macmillan Press Ltd., London
- MAYNARD SMITH, J. (1983): The genetics of stasis and punctuation. *Ann. Rev. Genet.* 17, 11–25.
- MAYR, E. (1940): Speciation phenomena in birds. *Amer. Naturalist* 74, 249–278.
- MAYR, E. (1957): Species concepts and definitions. In: *The species problem* (E. MAYR, ed.). Am. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50, Washington, D.C. 1–22.
- MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts
- MAYR, E. (1982): *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts–London

- NEI, M. (1975): Molecular population genetics and evolution. North-Holland-American Elsevier Publ. Co., New York
- NEI, M., FELDMAN, M. W. (1972): Identity of genes by descent within and between populations under mutation and migration pressures. *Theoret. Popul. Biol.* **3**, 460–465.
- NEI, M., LI, W. H. (1979): Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **78**, 5269–5273.
- NEI, M., ROYCHOUDHURY, A. K. (1982): Genetic relationship and evolution of human races. *Evolutionary Biology* **14**, 1–59.
- NORMAN, C. (1981): The threat to one million species. *Science* **214**, 1105–1107.
- RASBACH, HELGA, RASBACH, K., REICHSTEIN, T., SCHNELLER, J. J., VIDA, G. (1979): *Asplenium* × *lessinense* Vida et Reichstein in den Bayerischen Alpen und seine Fähigkeit zur spontanen Chromosomen-Verdoppelung. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **50**, 23–27.
- ROSE, M. R., DOOLITTLE, W. F. (1983): Molecular biological mechanisms of speciation. *Science* **220**, 157–162.
- SIBLEY, C. G., AHLQUIST, J. E. (1983): Phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization. In: JOHNSTON, R. F. (ed.): *Current ornithology* **1**, 245–292. Plenum Press, New York
- SIBLEY, G. G., AHLQUIST, J. E. (1984): The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *J. Mol. Evol.* **20**, 2–15.
- SOKAL, R. R., CROVELLO, T. J. (1970): The biological species concept: A critical evaluation. *Amer. Naturalist* **104**, 127–153.
- TAKAHATA, N., NEI, M. (1985): Gene genealogy and variance of interpopulational nucleotide differences. *Genetics* **110**, 325–344.
- TEMPLETON, A. R. (1980): Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* **34**, 719–729.
- TEMPLETON, A. R. (1980): The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* **94**, 1011–1038.

- TEMPLETON, A. R. (1981): Mechanisms of speciation – a population genetic approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 23–48.
- VIDA, G. (1970): The nature of polyploidy in *Asplenium ruta-muraria* L. and *A. lepidum* C. Presl. *Caryologia* 23, 525–547.
- VIDA, G. (1972): Cytotaxonomy and genome analysis of the European ferns. *Symp. Biol. Hungarica* 12, 51–60. Akad. Kiadó, Budapest
- VIDA, G. (1974): Genome analysis of the European *Cystopteris fragilis* complex. I. Tetraploid taxa. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 20, 181–192.
- VIDA, G. (1976): The role of polyploidy in evolution. *Evolutionary Biology*, Praha 267–294.
- VIDA G. (ed.) (1981): *Evolúció I. Az evolúció gentikai alapjai*. Natura, Budapest
- VIDA G. (ed.) (1982): *Evolúció II. Az élővilág evolúciója*. Natura, Budapest
- VIDA G. (ed.) (1983): *Evolúció III. Az evolúció és az emberiség*. Natura, Budapest
- VIDA G. (ed.) (1984): *Evolúció IV. Az evolúció frontvonalai*. Natura, Budapest
- VIDA G. (ed.) (1985): *Evolúció V. Az evolúciókutatás perspektívái*. Natura. Budapest
- VIDA, G., MAJOR, A., REICHSTEIN, T. (1983): Relations and evolution in *Cheilanthes* (Sinopteridaceae, Pteridophyta) in Macaronesia and Mediterranean area, deduced from genome analysis of their hybrids. *Acta Bot. Malacitana* 8, 101–126.
- VIDA, G., MOHAY, J. (1980): Cytophotometric DNA studies in polyploid series of the fern genus *Cystopteris* Bernh. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26, 455–461.
- VIDA, G. MOHAY, J., REICHSTEIN, T. (1988): Formation of *Cheilanthes acrostica* (Sinopteridaceae, Pteridophyta) under experimental conditions. *Candollea* (in press)
- VIDA, G., PAGE, C. N., WALKER, T. G., REICHSTEIN, T. (1970): Cytologie der Farn-Gattung *Cheilanthes* in Europe und auf den Canarischen Inseln. *Bauchinia* (Basel) 4, 223–253.
- VIDA, G., PINTÉR, I. Z. (1981): The rarest interspecific *Polystichum* hybrid, *P. × lonchitifforme* (Halácsy) Beche-

- rer (=P. lonchitis  $\times$  P. setiferum) found in Hungary. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 27, 455–460.
- VIDA, G., REICHSTEIN, T. (1975): Taxonomic problems in fern genus Polystichum caused by hybridization. In: WALTERS, S. M. (ed.): Floristic studies in Europe. Cambridge Univ. Press., Cambridge
- WHITE, M. J. D. (1968): Models of speciation. Science 159, 1065–1070.
- WHITE, M. J. D. (1978): Modes of speciation. Freeman, San Francisco
- WRIGHT, S. (1982): Character change, speciation and the higher taxa. Evolution 36, 427–443.



A kiadásért felelős az Akadémiai Kiadó  
és Nyomda Vállalat főigazgatója  
A nyomdai munkálatokat  
az Akadémiai Kiadó és Nyomda Vállalat  
végezte

Felelős vezető: Hazai György  
Budapest, 1989.

Nyomdai táskaszám: 89.17171

Felelős szerkesztő: Bíró Eszter

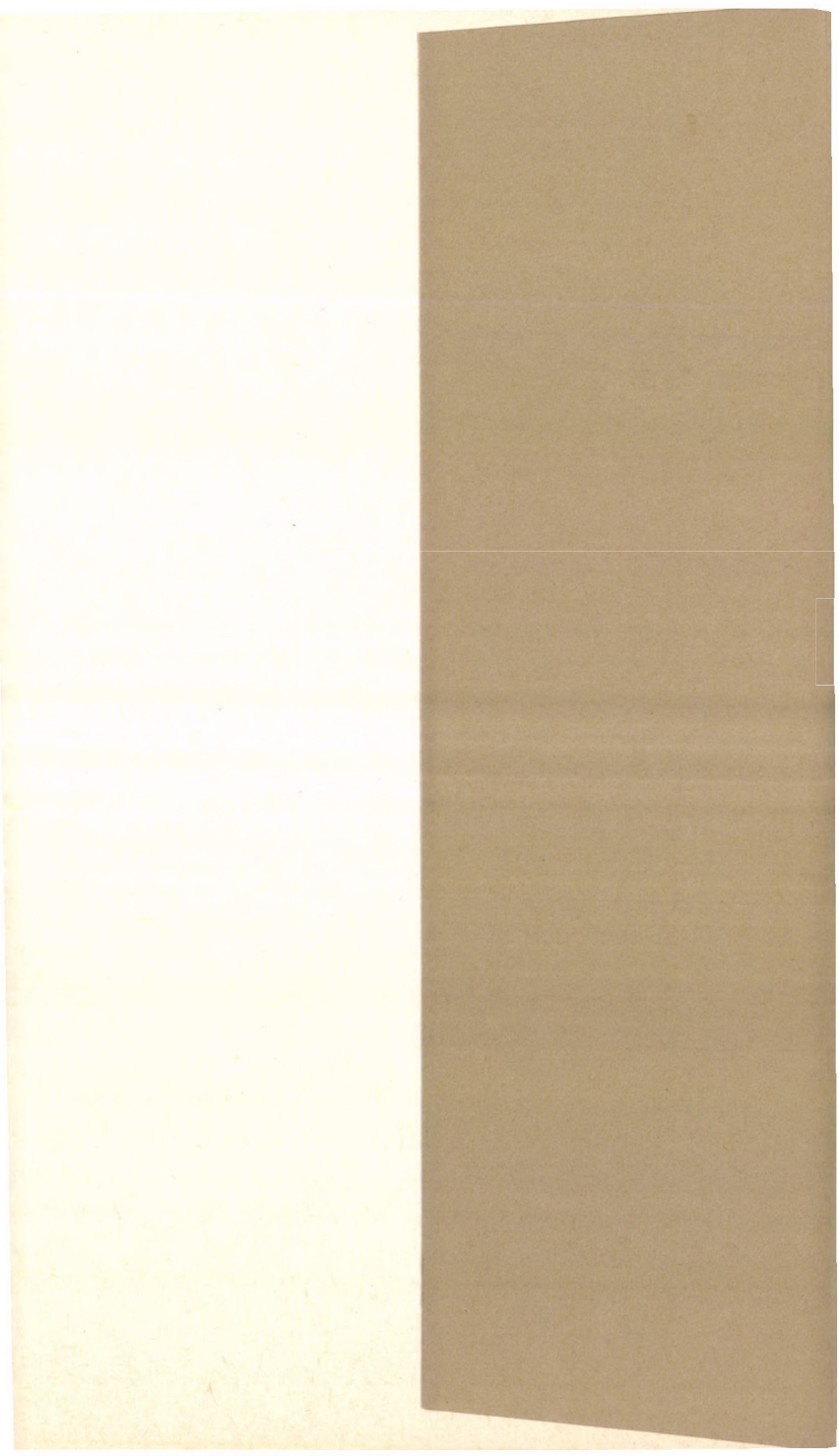
Műszaki szerkesztő: Kiss Zsuzsa

Kiadványszám: 2146

Megjelent 2,37 (A/5) ív terjedelemben

HU ISSN 0236-6258





Ára: 18, – Ft